CARACTÈRES DE CROISSANCE ET DÉTERMINISME CHOROLOGIQUE DE LA LIANE ENTADA GIGAS (L.) FAWCETT & RENDLE (LEGUMINOSÆ-MIMOSOIDEÆ) EN FORÊT DENSE DU GABON

G. CABALLÉ

CABALLÉ, G. — 30.12.1980. Caractères de croissance et déterminisme chorologique de la liane Entada gigas (L.) Fawcett & Rendle (Leguminosæ-Mimosoideæ) en forêt dense du Gabon, *Adansonia*, ser. 2, 20 (3) : 309-320. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : *Entada gigas*, liane ligneuse puissante que l'on trouve en général, à l'âge adulte, dans des forêts à voûte fermée et moyennement basse, présente le plus souvent une répartition de type contagieux. Son écologie est déterminée par l'action conjuguée de plusieurs facteurs; certains d'entre eux sont endogènes à l'espèce tels sa très forte vitesse de croissance, sa puissance et son dispositif essentiel d'accrochage; d'autres, comme la structure de la forêt et les actions prédatrices d'un Écureuil et d'un Prosimien, sont de nature exogène.

ABSTRACT: *Entada gigas* is a strong woody liana the mature specimens of which are generally found in tropical rain forests with closed canopy and of medium hight; it is mostly showing tendencies towards a contagious spreading. This sort of distribution is due to a combined action of several factors; some of these are endogenous (e.g. very rapid growth, strength, efficient means of climbing), some exogenous (e.g. structure of the forest, nutritive habits of a squirrel and a prosimian).

Guy Caballé, Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université Omar Bongo, B.P. 911, Libreville, Gabon.

INTRODUCTION ET CARACTÈRES DE RECONNAISSANCE

Entada gigas (L.) Fawcett & Rendle est une des plus grandes et plus puissantes lianes ligneuses de la forêt dense gabonaise (Fig. 1). A l'âge adulte, il n'est pas rare de rencontrer des individus dépassant 30 cm de diamètre et dont les parties aériennes développent plusieurs centaines de mètres.

D'une manière générale, son trajet aérien est rectiligne et le plus souvent oblique, depuis le sol jusqu'à la cime des arbres. La tige décrit une hélice dont les spires peuvent être très espacées dans certaines régions ou très rapprochées dans d'autres, lui donnant alors un aspect vrillé caractéristique (Pl. 2, *1* et Pl. 3, *1*, *2*). En effet, dans les parties hautes du sous-bois, là où la liane est solidement arrimée à ses supports et où les tensions sont fortes, les spires peuvent ne plus se former. Par contre, à proximité du sol dans les zones basses, la liane est libre de toutes tensions, mise à part l'action de la pesanteur, et les spires de l'hélice apparaissent très distinctement; parfois même elles sont jointives, dans le cas par exemple d'un relâchement complet. Ce mécanisme n'est pas sans rappeler celui d'un ressort. Lorsque la traction

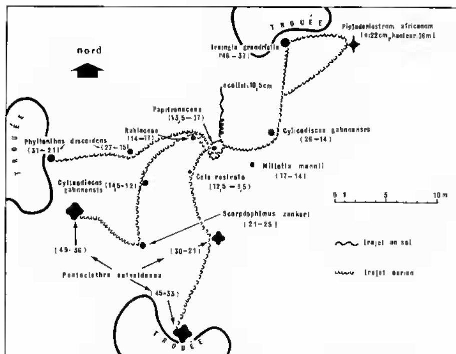


Fig. 1. — Représentation en projection plane d'un individu adulte d'**Entada gigas** en forêt.

exercée est excessivement forte, le ressort, à la limite de sa rupture, est très tendu et ses spires étirées sont peu visibles. A l'inverse, en l'absence de toute traction, le ressort est détendu et toutes les spires, au repos, sont bien nettes. Cette particularité motrice et mécanique de la tige, largement exploitée *in situ*, fait que *E. gigas* agit en fin de compte comme un véritable hauban et contribue de façon sensible à consolider et stabiliser les voûtes en voie de reconstitution. Toutefois, cette disposition assez singulière ne peut jouer pleinement que si la tige elle-même présente, dans sa nature profonde, une certaine souplesse, voire élasticité. A notre avis, deux caractères essentiels conjuguent leurs effets pour donner à la tige les propriétés requises : d'abord sa consistance, qui est assez molle; cette qualité, d'ailleurs, est renforcée par une forte imprégnation liquide des tissus; au tranchage il y a même production d'un écoulement assez abondant (Pl. 4, *6*). Ensuite l'organisation polystélique des structures anatomiques[1], particulièrement nette pour les tissus conducteurs (Pl. 4, *7*), favorise les mouvements de torsion et de déformation de la tige.

1. Nous sommes convaincu que le fractionnement des stèles chez les lianes doit être considéré comme une adaptation au port lianescent.

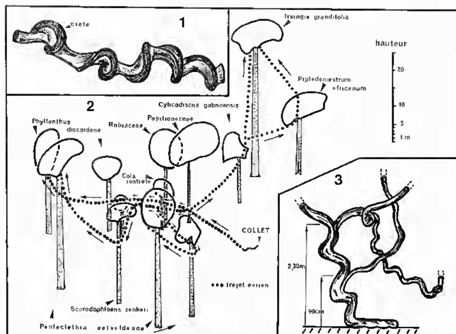
En dehors de son port si caractéristique, *E. gigas* est facilement reconnaissable par la taille et la forme très curieuse des gousses qu'elle produit. Ce sont des grandes gousses ligneuses, atteignant parfois plus de deux mètres de longueur, qui pendent dans la voûte comme d'énormes suspensions (Pl. 4, *4*). La gousse qui apparaît à première vue contorsionnée, décrit en réalité, tout comme la tige, une hélice dont les tours peuvent être plus ou moins nombreux et à pas réguliers. En outre, cette gousse est divisée en loges ou articles (Pl. 4, *3*). Chaque loge contient une graine pourvue de deux gros cotylédons.

CARACTÈRES DE CROISSANCE

E. gigas est une des plus puissantes lianes ligneuses que nous connaissons. Cette puissance s'extériorise surtout lors des phénomènes de croissance par la réalisation de performances assez peu communes. En effet, sur la trentaine d'espèces de lianes dont nous mesurons régulièrement depuis quatre ans l'accroissement en diamètre, *E. gigas* est la seule à présenter des croissances comparables aux arbres dominants (1 à 2 cm en moyenne par an). Les résultats obtenus seront récapitulés et synthétisés au terme de la cinquième année de mesure. Mais, d'ores et déjà, sur la base des premières données en notre possession, il est possible d'affirmer que la vitesse de croissance d'*E. gigas* est une des plus élevée ; en outre, elle ne connaît pas, du moins en première analyse, des périodes de ralentissement. En plantation. *E. gigas* présente le même comportement et confirme ses aptitudes naturelles. Cette croissance assez exceptionnelle par rapport aux autres lianes peut être interprétée comme une adaptation de l'espèce à la pression qu'exerce le milieu.

Si les lianes, considérées dans leur ensemble, montrent une nette attirance pour la lumière, *E. gigas* fait partie de celles qui ont une héliophilie très forte. La Fig. 1 qui est une représentation en projection plane d'un individu adulte en forêt, illustre à la fois la puissance de cette espèce, soulignée ici par l'extension, et son caractère héliophile marqué. En effet, les trois trouées présentes dans la station sont toutes les trois exploitées. Cette forte attirance pour la lumière a pu être aussi démontrée en réalisant des comptages de trouées sur des photographies de la voûte prises depuis le sol et ce en deux points remarquables des trajets suivis : au collet et à la projection du point où la liane pénètre pour la première fois dans le couvert forestier. Les différences trouvées entre le nombre et, dans une certaine mesure, la surface des trouées « au collet » et « à la voûte » sont importantes et statistiquement significatives. Cette étude photogrammétrique a été étendue par la suite à d'autres espèces de lianes. *E. gigas* s'est classée parmi les plus héliophiles du lot. Les résultats complets de cette étude feront l'objet d'une publication prochaine.

La Planche 2 complète la Fig. 1 par une vue en perspective (*2*) et la configuration basale de l'individu décrit (*3*). La silhouette et le contour des



Pl. 2. — **Entada gigas : 1,** tige; **2,** vue perspective de la figure 1; **3,** configuration basale de l'individu représenté en 2.

cimes ne sont que symboliques, seule la hauteur approximative de chaque arbre est à l'échelle. La lecture de cette figure suggère quelques commentaires et remarques. D'un arbre à l'autre le trajet suivi est toujours rectiligne. La progression en hauteur est régulière au fur et à mesure que l'éloignement du collet augmente. Au total l'individu a utilisé 13 arbres pour atteindre les différentes trouées; 4 arbres seulement sur les 13 sont véritablement exploités, les 9 autres ne constituant que de simples appuis. De fait, l'arrimage ou l'ancrage de la liane, en dehors de son point normal de fixation au sol par l'intermédiaire de l'appareil racinaire, n'est effectivement réalisé que dans les parties les plus hautes de son trajet, là où la liane développe ses frondaisons et forme ses vrilles. Cependant, dans la traversée du sous-bois, les tiges, de par leurs caractères morphologiques, apportent une contribution efficace; certaines spires, plus ouvertes que d'autres, épousent étroitement le contour des troncs au hasard des rencontres avec les arbres. De plus, ces tiges et, partant, leurs spires, sont parcourues par une sorte d'arête ou crête proéminente[1] (Pl. 2, *1* et Pl. 3, *2*). Cette crête joue à l'évidence un rôle de frein en s'opposant aux glissements naturels des tiges vers le bas. N'oublions pas que ces tiges sont imposantes de par leur taille et, de ce fait,

1. La plupart des feuilles et rameaux partent de cette crête.



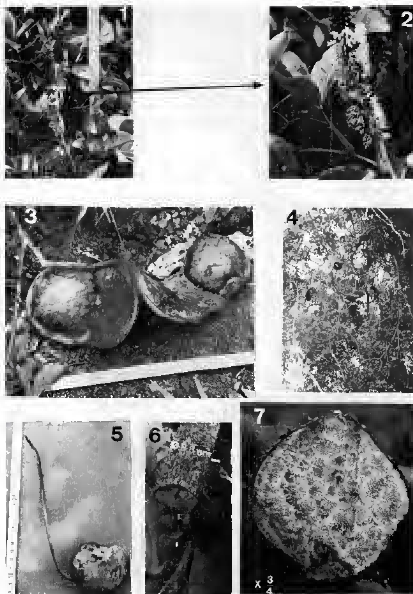
Pl. 3. — Entada gigas : 1, individu adulte dans le sous-bois; la tige est ici particulièrement vrillée surtout au contact du sol; 2, tige ramifié suspendue; remarquer le trajet rectiligne d'une ramification et les espacements différents des spires décrites par les deux tiges; 3, feuille avec sa vrille; 4, cotylédon portant des traces de morsures; 5, germination dans une souche pourrie ouverte sur le devant; 6, jeunes tiges rampantes; 7, réitérations. (1, 3-7, photos G. Caballé; 2, photo A. R. Devez).

lourdes. Par ce biais, la liane peut prendre appui et renforcer sa stabilité, au demeurant toute relative et provisoire, qui serait sans cela quelque peu vacillante et précaire.

Une parenthèse mérite d'être ouverte à ce propos. La progression en hauteur des lianes est le plus souvent assurée par différentes structures spécialisées (vrilles, crochets, épines, etc.), qui ont depuis longtemps déjà attiré l'attention des biologistes, tel Darwin (1877) pour n'en citer qu'un seul. Il n'est pas dans notre propos ici d'établir un bilan sur cette question car cela nous mènerait bien trop loin. Néanmoins, nous voulons insister sur le point suivant : dans de nombreux cas, si le dispositif décrit est pour une large part responsable de l'ascension, d'autres structures ou particularités comme, par exemple, celles qui relèvent du domaine de la morphologie ou de la phyllotaxie, peuvent intervenir d'une manière plus insidieuse et finalement avec une efficacité certaine. Avec *E. gigas*, nous avons justement un tel exemple. Les spires décrites par la tige et la crête qui les parcourt s'associent à l'action des vrilles foliaires, ici le dispositif essentiel d'accrochage, pour assurer à la plante une élévation normale et régulière. De plus, les ramifications apportent leur concours. Nous pensons donc que, dans la majorité des cas, il serait plus juste de définir un complexe d'accrochage plutôt que de décrire un seul dispositif aussi spectaculaire et performant soit-il. La suite de nos travaux nous donnera probablement l'occasion de revenir sur ce point.

Le dispositif essentiel d'accrochage chez *E. gigas* est constitué par des vrilles foliaires (Pl. 3, *3*). Chaque feuille composée pennée est terminée par une seule vrille bifide. Cette vrille pourrait être interprétée comme le résultat de la transformation de la dernière foliole d'une feuille alors imparipennée. Il nous a toujours semblé que ces vrilles, bien que très efficaces (certaines étreignent d'ailleurs de toutes petites mousses et minces brindilles accrochées aux troncs), n'étaient pas en rapport avec la taille et la puissance que cette liane atteint, à cause surtout de leur petitesse et de leur relative fragilité. Il y a en cela comme une sorte de paradoxe. Nos observations ont porté au total sur une cinquantaine d'individus et notre opinion n'a jamais changé à ce sujet. Dans le paragraphe suivant sur la répartition géographique nous en reparlerons et en mesurerons toutes les conséquences.

Enfin, la Figure 1 et la Planche 2,*2* révèlent d'autres caractéristiques de croissance qui ont été confirmées et vérifiées par des observations et mesures faites en plantation (Fig. 5). *E. gigas* manifeste une nette tendance à produire, un petit nombre de tiges, mais à croissance extrêmement rapide et uniquement dans quelques directions privilégiées de l'espace. Elle ne passe pas, comme d'autres espèces, par une phase d'exploration du milieu au cours de laquelle tous les secteurs géographiques seraient prospectés par l'émission d'un grand nombre de ramifications. D'emblée, elle passe à la seconde phase, celle de l'exploitation du milieu. C'est, selon nous, un comportement typique de plante héliophile.



Pl. 4. — **Entada gigas** : **1**, racèmes en place; **2**, fleurs épanouies à la base d'un racème; **3**, gousse; remarquer les dépressions plus ou moins marquées qui délimitent des sortes de loges dans lesquelles se trouvent les graines; ici certaines loges sont vides; **4**, gousses suspendues dans une voûte claire; **5**, jeune plantule; la tigelle est parcourue de fines cannelures; **6**, écoulement de sève obtenue après section de tige; **7**, coupe transversale de la tige; les vaisseaux, d'assez gros diamètre, sont regroupés en massifs distincts. — Photos G. Caballé.

DISPERSION ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

E. gigas est une espèce à très large répartition. HUTCHINSON & DALZIEL (1958) la mentionnent en Jamaïque, Liberia, Fernando Po, Afrique tropicale dans son ensemble, Indes, Amérique du Sud et Centrale. A cette liste, il convient de rajouter l'Australie et l'Asie (I.N.E.A.C., 1952). C'est donc une espèce pantropicale. SCHNELL (1970 et 1976), reprenant RIDLEY (1930), cite *E. gigas* à deux reprises : une première fois, comme exemple de plante hydrochore à cause de l'air emmagasiné dans ses fruits, d'où sa large possibilité de transport marin (n'a-t-on pas retrouvé ses fruits échoués sur les côtes d'Angleterre!) et une deuxième fois, comme rare exemple de conspécificité, à propos d'un exposé sur les affinités américaines des flores forestières africaines. En outre, un problème floristique semble se poser à son sujet comme l'a souligné RIDLEY (1930). Nous n'entrerons pas dans ces différents débats et limiterons notre propos à l'étude de sa répartition au Gabon.

Nous avons rencontré *E. gigas* à quelques kilomètres de Libreville, donc pas très loin de la côte, et à l'opposé, à quelque 700 km de là, dans les montagnes de Bélinga, aux confins frontaliers du pays. Parfois piégée dans les végétations secondaires en bordure de piste, c'est en général une espèce de la forêt. Il faut noter cependant qu'elle affectionne aussi le bord des cours d'eau et, surtout, les plus petits d'entre eux, les marigots, où elle peut être assez abondante. De passage à Libreville, BRETELER (*com. verb.*) a confirmé notre observation. En forêt sur sol ferme, *E. gigas* montre une répartition de type contagieux. Un exemple est présenté (Fig. 6); il a été réalisé sur les quadrats du Laboratoire de Primatologie et d'Écologie Équatoriale (C.N.R.S.)[1], située dans la région de Makokou, au Nord-Est du Gabon.

La chorologie d'*E. gigas* illustre parfaitement bien la complexité des relations sociales qui s'établissent entre les êtres vivants dans la forêt dense équatoriale. EMMONS (1975) a montré, dans son étude sur l'écologie et l'éthologie des Écureuils, que *Protoxerus stangeri*, une espèce essentiellement frugivore et arboricole (de la voûte faut-il préciser, car presque toutes les autres espèces d'écureuil qu'elle a étudiées exploitent les strates basses du sous-bois), se nourrissait des graines d'*E. gigas*[2], ce qui explique notre désappointement lors de nos premières prospections en trouvant sur le sol des gousses presque toujours ouvertes, proprement d'ailleurs, et vidées de leur contenu. Trois autres faits venaient confirmer le passage du prédateur avant nous : les épluchures du mince tégument qui recouvre chaque gros cotylédon et que nous rencontrions éparpillées en petits tas sur le sol; la découverte plus tardive et assez rare de véritables greniers à graines

1. Ce laboratoire du C.N.R.S. aujourd'hui « sans mur » a été érigé récemment par l'État Gabonais en Institut de Recherches en Écologie Tropicale (I.R.E.T.).
2. Il faut mentionner ici les recherches de WEDER (1978) sur les protéines contenues dans les graines de 22 espèces de Mimosoïdées dont celles d'*E. gigas*.

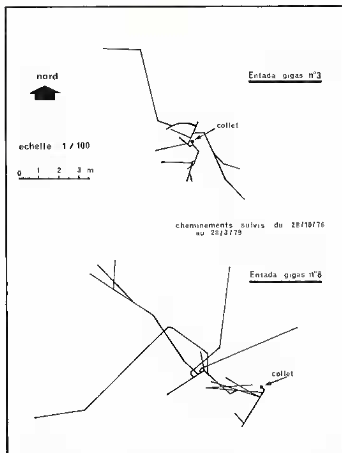


Fig. 5. — Projection planimétrique des cheminements suivis par 2 individus d'Entada gigas en plantation.

(Pl. 3,*5*); la collecte de jeunes plantules présentant de manière très nette des traces de morsures sur les cotylédons (Pl. 3,*4*). EMMONS souligne, en outre, que la densité maximale de *P. stangeri* est observée entre 16 et 20 mètres de hauteur, ce qui correspond en forêt à des hauteurs tout à fait moyennes, pour ne pas dire basses. Cette remarque prendra tout son relief par la suite. Il n'y a donc pas de doute à avoir, *P. stangeri* est bien un agent actif de la dispersion des graines d'*E. gigas* en forêt.

Presque à la même époque, CHARLES-DOMINIQUE (1977) publie un important ouvrage sur les Prosimiens, aboutissement et couronnement de longues et minutieuses recherches sur ce thème. Parmi les espèces qu'il étudie, une retient notre attention, *Euoticus elegantulus*. Il remarque notam-

ment que le domaine vital de cette espèce montre beaucoup de similitudes avec l'aire de répartition d'*E. gigas*; un diagramme très explicite en fournit la preuve irréfutable (p. 130). Il avance comme principale explication à cela, celle du régime alimentaire de l'animal. En effet, *E. elegantulus* est très friand de la gomme produite par la liane et en consomme en abondance. Cette gomme n'est pas sécrétée de manière continue par le végétal et sur toute sa surface. Les exsudats se forment en général après blessures, au niveau surtout de la crête, qui est une partie tendre et sensible. Un autre rôle plus insigne joué par la liane est celui de support mécanique aux déplacements de l'animal. Le trajet rectiligne et presque toujours en pente douce qu'elle suit, la grosseur de ses tiges, la nature plutôt lisse de son écorce, l'absence ou la rareté de ramifications et feuilles, qui sont autant d'obstacles dans les parties basses, constituent des facteurs favorables pour rendre les déplacements faciles. Il n'est pas dit, d'ailleurs, que d'autres animaux ne l'utilisent pas dans le même but. Une confirmation, la découverte très fréquente, pour ne pas dire systématique, de rubans dendrométriques arrachés ou mordus, que nous avions placés pour mesurer l'accroissement en diamètre, prouve à quel point cette liane est visitée! Il est donc incontestable que des liens trophiques unissent *P. stangeri* et *E. elegantulus* à *E. gigas*. Mais si chaque espèce du groupe intervient sur la répartition de l'autre, elle ne permet pas de l'expliquer complètement. Chacune garde ses caractères propres, inaliénables, qu'elle exprimera tôt ou tard.

E. gigas présente, comme mentionnée ci-dessus, une répartition qualifiée de contagieuse. Cette liane, de par sa grande vitesse de croissance en rapport direct avec sa très forte héliophilie, prend rapidement une taille impression-

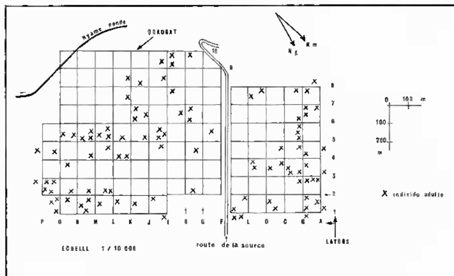


Fig. 6. — Exemple de répartition d'**Entada gigas** en forêt.

nante. Les moyens d'accrochage dont elle dispose, et qu'elle met en œuvre pour atteindre la pleine lumière, ne semblent pas répondre à ses possibilités réelles de croissance et finalement de développement. Aussi n'est-il pas étonnant de la trouver, de préférence, dans des forêts basses à voûte nettement fermée, mais également en bordure des marigots où la végétation n'est pas très haute. La cause principale de son abondance dans ce dernier type de formation végétale fut pour nous longtemps obscure. Probablement ne l'aurions-nous jamais trouvée sans le rapprochement des observations en forêt avec celles que nous avons pu faire lors du maintien d'une plantation de lianes en terrain découvert. *E. gigas* montre donc un exemple intéressant de répartition d'une espèce liée à une étape sylvigénétique caractérisée. Enfin, nous ferons remarquer que la constatation de EMMONS (1975) à propos de la fréquence de *P. stangeri* entre 16 et 20 mètres prend, à la suite de ces explications, toute sa signification.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

E. gigas est une liane dont la dynamique de répartition est largement conditionnée par les premières étapes de cicatrisation de la forêt. Elle marque le premier stade de reconstitution du couvert végétal ou de formation de la voûte, après l'apparition d'un chablis. Une grande majorité de lianes confrontées, comme elle, aux premières phases du cycle sylvigénétique, qui sont particulièrement instables et contraignantes, ont répondu en développant des processus de multiplication végétative, certains remarquables (CABALLÉ, 1977). *E. gigas* n'a pas suivi cette voie adaptative mais celle d'une plus grande rapidité dans la croissance. Cependant cette stratégie, qui porte en elle ses propres limites, ne lui permet pas d'occuper un large créneau en forêt.

En retour, de par sa puissance, sa grande extension et les caractéristiques propres de son trajet, *E. gigas* apporte une contribution certaine à la constitution et à la consolidation des jeunes voûtes. C'est un fait que nous avons pu vérifier en de nombreuses occasions.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier tous ceux qui, à l'Université Omar Bongo et au Laboratoire de Primatologie et d'Écologie Équatoriale (C.N.R.S.), nous ont aidé dans nos recherches; plus particulièrement, nous exprimons toute notre reconnaissance à A. MOUNGAZI, technicien à l'Institut de Recherches en Écologie Tropicale, et à R. LETOUZEY, du Muséum National d'Histoire Naturelle, pour leur concours précieux et efficace.

BIBLIOGRAPHIE

CABALLÉ, G., 1977. — Multiplication en forêt dense du Gabon de la liane Entada scelerata (Mimosoideæ), *Adansonia*, ser. 2, 17 (2) : 215-220.
CHARLES-DOMINIQUE, P., 1977. — *Ecology and behaviour of nocturnal Primates, Prosimians of Equatorial West Africa*, Londres, 277 p.

DARWIN, Ch. (Trad. GORDON, R.), 1877. — *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*, Paris.

EMMONS, L., 1975. — *Ecology and behaviour of african rain forest Squirrels*, Thèse Cornell University, 269 p.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1958. — Mimosaceæ, *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, rév. par R. W. J. KEAY, vol. 1, Londres, 828 p.

INSTITUT NATIONAL ÉTUDES AGRONOMIQUES CONGO, 1952. — Mimosaceæ, *Flore du Congo et du Ruanda-Urundi*, Bruxelles, 579 p.

RIDLEY, H. N., 1930. — *The dispersal of plants throught the world*, 1 vol., 744 p., 22 pl.

SCHNELL, R., 1970. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*, vol. 1, *Les flores — Les structures*, Paris, 499 p.

SCHNELL, R., 1976. — *Ibid.*, vol. 3, *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*, Paris, 459 p.

WEDER, J. K. P., 1978. — Occurence of proteinase inhibitors in Mimosoideæ : Entada, Elephantorrhiza, Dichrostachys, Mimosa, Acacia, Calliandra, Albizia, Phithecellobium, Inga, *Z. Planzenphysiologie* 90 (4) : 285-291.